动 物 学 研 究 2003, Oct. 24 (5): 343~347 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

厦门鸡屿岛白鹭几种繁殖活动的观察

魏国安[1,2], 陈小麟[1,4], 胡慧娟[3], 陈剑榕[3]
(1. 厦门大学 生命科学学院, 福建 厦门 361005; 2. 中国科学院动物研究所, 北京 100080;
3. 厦门白鹭自然保护区管理处, 福建 厦门 361004)

摘要: 于2001年3~7月采用颜色标记法, 记录厦门白鹭保护区内鸡屿岛白鹭 (*Egretta garzetta*) 卵产出和孵出的顺序和时间, 并称重卵和雏鸟。有91.4%的窝卵数为4~5枚, 产卵期7.0±1.9 d, 出壳期4.2±1.4 d; 卵孵化时间与产卵顺序显著负相关; 不同产出顺序卵重无差异; 不同孵出顺序雏鸟早期 (≤5 d) 发育无差异, 之后差异显著, 第4出壳的雏鸟发育水平和成活率较低, 而第5出壳的雏鸟最低; 亲鸟在产卵期的孵化是非连续的, 而产卵结束后相对连续。如此, 可以调节孵化时间, 进而调控异步孵化的程度, 使雏鸟在生长阶段形成适当的等级差别, 以获得最大的繁殖收益。

关键词: 白鹭; 异步孵化; 雏鸟生长
中图分类号: Q959.722 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254-5853(2003)05-0343-05

Observation on Some Activities of Reproduction in Little Egrets (*Egretta garzetta*) at Jiyu Island in Xiamen

WEI Guo-an[1,2], CHEN Xiao-lin[1,4], HU Hui-juan[3], CHEN Jian-rong[3]
(1. *School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen* 361005, *China*;
2. *Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100080, *China*;
3. *Administration Department of Xiamen Egret Natural Reserve, Xiamen* 361004, *China*)

Abstract: Data on breeding of Little egrets (*Egretta garzetta*) were collected in a period from March to July of 2001 at Jiyu Island in Xiamen Egret Natural Reserve. Eggs and nestlings were marked with colors for identifying the egg-laying and hatchling sequences. Ninety one percent of clutch sizes were 4 and 5, the laying period was 7.0±1.9 d, and hatching spread was 4.2±1.4 d; the incubation time was negatively correlated with the laid order of eggs; the mass was not different for the eggs laid early or late; at early stage of development (≤5 d), nestlings were not different in growth, but a significant difference appeared after then, the rate of growth and survival was the lowest for the 5th hatchling, and the second for the 4th when counting backwards. Incubation was not continuous in laying period, and became relatively continuous after that period. By this way, the parents may regulate the incubation time, and further adjust the asynchronism of incubation, resulting in a dominance hierarchy among the nestlings, which would maximize the reproductive success.

Key words: *Egretta garzetta*; Asynchronous hatching; Nestling growth

鸟类孵化行为的启动时间不同, 早成鸟在产卵结束后开始孵化, 雏鸟同步孵出; 大部分晚成鸟在产卵过程中开始孵化, 雏鸟异步孵出 (O'Connor, 1978)。目前已有十几种假说, 多集中在食物资源获得性和时间因素限制等方面, 对异步孵化的进化形成和适应意义进行解释, 并普遍认为异步孵化是一种适应性繁殖对策 (Stenning, 1996)。"窝雏数减少假说" (brood reduction hypothesis) 认为, 异步孵化引起雏鸟等级差别, 低等级雏鸟在食物资源充足年份易于成活, 而在匮乏年份被舍弃, 从而依据食物丰富度调节成活数量 (Lack & Lack, 1951; Fujioka, 1985a, b), 另外, 低等级雏鸟占用最少

收稿日期: 2003-02-28; 接受日期: 2003-06-30
基金项目: 福建省自然科学基金资助项目 (D9910003); 厦门市环境保护科研所资助项目
4. 通讯作者, E-mail: xlchen@jingxian.xmu.edu.cn

的亲鸟育雏时间和付出能量，同时死亡率最高(Howe，1978)。“高峰负荷降低假说”（peak load reduction hypothesis）认为，相对于同步孵化，异步孵化形成的雏鸟等级拓展和降低了雏鸟食物需求高峰，从而使亲鸟受益（Hussell，1972；Bryant，1978；Fujioka，1985a；Zach，1982)。

雏鸟孵出的异步化程度在不同种类的晚成鸟中存在差异，由亲鸟孵化的启动时间控制，并受到孵化是否连续的影响(Clark & Wilson，1981；1985)。Clark & Wilson(1981)指出鹭类孵化行为是明显的完全异步化模式，亲鸟在产第一枚或第二枚卵后开始孵化(Kendeigh，1952；Maxwell & Kale，1977；Zhang et al，1994)，但在产卵过程中，亲鸟有筑巢、护巢等行为，孵化不连续(Blaker，1969；Zhou et al，1998)。

本文旨在通过对白鹭产卵和孵化时间等的测定，探讨不连续孵化对卵孵化时间和异步孵化程度的影响，进而确定在此影响下的雏鸟生长和成活状况。

1 研究地点与方法

1.1 研究地点

研究地点为厦门白鹭保护区内的鸡屿岛，位于九龙江口海域（24°25′50″～26′18″N，118°00′00″～48″E)，距厦门约6.3 km，距鼓浪屿4.4 km，陆地面积0.36 km^2，岛上最高点海拔64.9 m，海岸线长3.2 km。繁殖鹭类主要是白鹭（*Egretta garzetta*）、池鹭（*Ardeola bacchus*）、夜鹭（*Nycticorax nycticorax*）和牛背鹭（*Bubulcus ibis*），2001年繁殖期对鹭巢进行样方统计，计算出亲鸟分别为5 032、4 694、1 692和460只。

1.2 研究方法

2001年3～7月，以鸡屿岛繁殖白鹭作为研究对象。3月20日左右，首批进入繁殖期的白鹭群体开始占据核心区，个体出现占据巢位和筑巢现象。用望远镜观察或直接检查鹭巢，确定41个未产卵的新建空巢，进行标记和编号。选择的空巢零散分布在繁殖地边缘，尽量避免观察测量对鹭类繁殖的影响，巢间距3～10 m，巢位高2.5～5.5 m。每天下午对样巢进行检查，记录是否产卵。对当日产下的卵进行称重（感量为0.1 g的台式天平)，并标记产出顺序。在产第一枚卵15 d后，每天下午检查并记录雏鸟孵出情况，至全部孵出。同时，检查亲鸟活动造成的卵损失数量，结合行为观察，确定产卵期和孵化期亲鸟行为活动是否存在差别。在原有观测巢的基础上，增加检测一定数量巢的雏鸟出壳日期。依据雏鸟孵出的先后顺序用漆标记个体，测量雏鸟体重（感量为1 g的电子天平)，同时检查雏鸟成活情况；15日龄后，由于雏鸟活动能力加强，体重数据量相对较少。

1.3 数据整理

将观察数据整理如下：①产卵期，产第一枚卵至产最后一枚卵的天数；②孵化时间，卵产出至雏鸟孵出的天数；③出壳期，同一巢内第一只雏鸟出壳至全部出壳的天数；④不同产出顺序卵重、不同孵出顺序雏鸟成活及其体重情况。

标记的41个新建空巢中，由于一些亲鸟未产卵就弃巢和标记受损，记录了30巢的亲鸟产卵期数据，共133枚卵，其中称重29巢128枚卵，2巢（分别为6和5枚卵）亲鸟在孵化期末弃巢，实际记录28巢108只雏鸟出壳期数据，以及102枚卵的孵化时间。进行雏鸟体重测量共39巢（包括上述28巢以及随后补充的11巢)，雏鸟148只，其中1巢雏鸟在育雏初期死亡，记录了38巢中146只雏鸟的成活情况。

2 结 果

2.1 产卵期与出壳期

白鹭窝卵数为4.43±0.68枚（3～6枚，n = 30)，其中4和5枚分别占47.7%和43.3%，3和6枚分别占6.7%和3.3%。随窝卵数增加，亲鸟产卵期和雏鸟出壳期的天数都增加（表1)；并且，产卵期（$n = 30$）的天数显著长于出壳期（$n = 28$）（$t = 6.43$，$df = 56$，$P < 0.001$)。

2.2 产卵顺序与孵化时间

白鹭卵的孵化时间为23.2±1.4 d(20～27 d，

表1 厦门鸡屿岛白鹭亲鸟产卵期和雏鸟出壳期

Table 1 Laying period and hatching spread in *Egretta garzetta* at Jiyu Island in Xiamen

窝卵数 Clutch size (ind.)	产卵期 Laying period		出壳期 Hatching spread	
	n	Days	n	Days
3	2	5，4	2	3，2
4	14	6.2±1.3	14	3.6±0.9
5	13	7.8±1.6	12	5.3±1.2
6	1	11	—	—
总计 Total	30	7.0±1.9	28	4.2±1.4

$n = 102$)，孵化时间与产卵顺序极显著负相关（$r = -0.588$，$P < 0.01$）；不同产出顺序卵的孵化时间差异极显著（$F_{4,97} = 17.56$，$P < 0.001$），卵产出顺序 1 比 2、3、4、5，2 比 4、5，3 比 4 长（$P < 0.05$，图 1）。

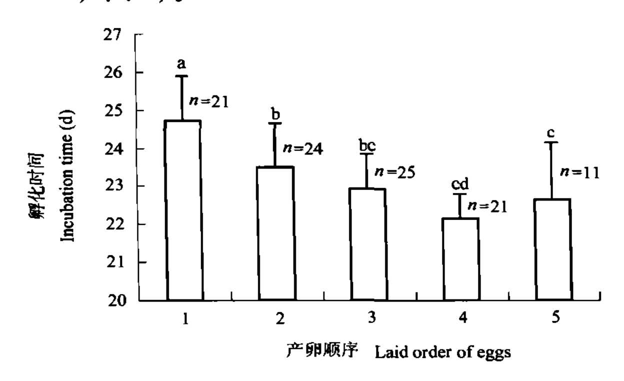


图 1 厦门鸡屿岛白鹭不同产出顺序卵的孵化时间
Fig.1 Incubation period and laid order of eggs in *Egretta garzetta* at Jiyu Island in Xiamen
LSD 法：产卵顺序上标字母不同者孵化时间差异显著（$P < 0.05$）。
LSD-test: laid sequence of eggs with different superscripts are significantly different at incubation period ($P < 0.05$).

2.3 亲鸟孵化

白鹭产第一枚卵后，随即开始孵化并陆续产卵。产卵期结束前，亲鸟用于孵卵的时间少于结束后。在产卵期，亲鸟频繁出现交媾、巢加固以及驱赶入侵的同种或异种鹭类等行为，离巢次数较多，在成功孵化的 28 巢中，由于亲鸟频繁活动造成 4 枚卵机械损伤或从巢中掉落而损失。产卵结束雏鸟全部孵出前，亲鸟的时间主要用于孵化，离巢次数减少，没有出现亲鸟活动造成卵损失的现象。

2.4 雏鸟发育

白鹭卵平均产出重量为 25.21 ± 2.15 g，不同产出顺序的卵重无差异（$F_{4,122} = 0.26$，$P > 0.05$）。不同孵出顺序雏鸟在 2～5 日龄的体重无差异（$F_{4,97} = 1.467$，$P > 0.05$）；而在 7～10 日龄的体重差异显著（$F_{4,83} = 7.224$，$P < 0.001$），1、2、3、4 出壳顺序雏鸟之间体重两两比较无差异（LSD 法：$P > 0.1$），但分别显著重于第 5 出壳的雏鸟（LSD 法：$P < 0.001$）。

另外，第 1～3 只雏鸟的生长曲线基本相似（图 2），属于正常生长状态；第 4 和第 5 出壳的雏鸟发育水平明显低于先出壳雏鸟的平均水平，尤其是第 5 顺序出壳的雏鸟处于最低状态。

2.5 雏鸟成活

白鹭窝雏数平均 3.8 ± 0.8 只（2～5 只，$n = 38$），雏鸟在 28～35 日龄相继离巢，离巢时的成活率为 87.7%。观察过程中能够确定 17 日龄内死亡雏鸟的确切孵出顺序，此时，雏鸟成活率随雏鸟孵出顺序的推迟而依次递减（表 2）。

3 讨 论

3.1 孵化行为对卵孵化时间和雏鸟孵出间隔的影响

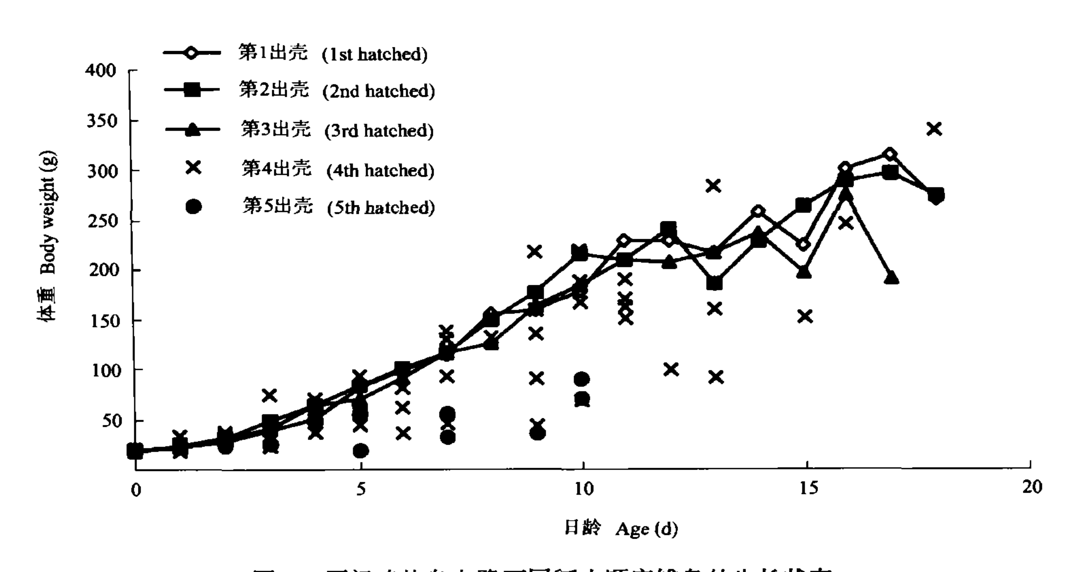


图 2 厦门鸡屿岛白鹭不同孵出顺序雏鸟的生长状态
Fig.2 Nestling growth of different hatched orders in *Egretta garzetta* at Jiyu Island in Xiamen

表 2 厦门鸡屿岛白鹭 17 日龄不同顺序出壳雏鸟的成活率

Table 2 Survival rate of nestlings in different hatched orders before 17 days old in *Egretta garzetta* at Jiyu Island in Xiamen

出壳顺序 Hatched order	雏鸟总数 No. of total nestlings	雏鸟死亡数 No. of dead nestlings	成活率 Survival rate (%)
1	38	2	94.7
2	38	3	92.1
3	36	3	91.7
4	26	4	84.6
5	8	3	62.5
总计 Total	146	15	89.7

厦门鸡屿岛白鹭的孵化行为与先前对鹭类的报道基本一致，是明显的异步化模式（Clark & Wilson，1981），亲鸟在产第一枚卵后开始孵化（Kendeigh，1952；Maxwell & Kale，1977；Zhang et al，1994），在产卵过程中，亲鸟有筑巢、护巢等行为，孵化不连续（Blaker，1969；Zhou et al，1998）。而它们不同产出顺序卵孵化时间的不同，应是这种孵化行为造成的。虽然亲鸟在产第一枚卵后即开始孵化，但产卵期的孵化是非连续的，产卵结束后孵化较为连续。显然，先产出卵受到非连续孵化的影响大于后产出卵，所以，早产的卵孵化时间较长，卵孵化时间随产出顺序逐渐缩短。黄嘴白鹭（*Egretta eulophotes*）的孵化时间也存在相同现象（Wen & Xia，1996）。

雏鸟孵出间隔是异步化程度的主要衡量指标，一般认为由孵化开始后的产卵间隔决定（Gibb，1950；Haftorn，1981；Mead & Morton，1985），另外卵质量对其也有一定影响（Bryant，1978）。本研究中，白鹭不同产出顺序的卵重没有差别，可忽略它对孵化时间的影响。因此我们推测，白鹭雏鸟的孵出间隔是在卵产出间隔基础上，受亲鸟产卵期非连续孵化行为调节的：由于产卵期的非连续孵化和产卵结束后的相对连续孵化，使卵的孵化时间逐步缩短，引起雏鸟孵出间隔相对于产卵间隔集中，造成出壳期短于产卵期（本结果中前者约为后者的 1/2）。

3.2 雏鸟生长和成活状况

异步孵化造成厦门白鹭雏鸟生长发育出现等级差别。雏鸟在生长初期全部正常发育，只体现出因孵出时间不同而具备的体重差别。但是随着个体增大、食物需求增高，雏鸟间开始竞争有限的食物资源，早出壳的前 3 只雏鸟因竞争优势维持正常发育，最后出壳的第 4 或第 5 只雏鸟生长迟滞，死亡风险高。这种育雏对策，支持“窝雏数减少假说”（Lack & Lack，1951；Fujioka，1985a，b；Howe，1978）和“高峰负荷降低假说”（Hussell，1972；Bryant，1978；Fujioka，1985a；Zach，1982），有利于减少食物耗费而保证一定生长正常的雏鸟数量，而低等级雏鸟的最终成活必将提高繁殖效益或补充其他同胞雏鸟的意外损失（Mock & Parker，1986）。

3.3 亲鸟孵化行为对繁殖对策的影响

白鹭产卵期的非连续孵化调节雏鸟的孵出间隔，是否会影响亲鸟的繁殖对策呢? Fujioka（1985a）以及 Mock & Ploger（1987）通过换雏和换卵建立了牛背鹭的 3 种不同孵出模式：①同步孵出模式，雏鸟同时出壳，食物需求总量增大，亲鸟的捕食时间延长，雏鸟间争斗剧烈而导致部分死亡，能量耗费最高；②自然孵出模式，即自然状态，雏鸟间争斗减少，形成等级差别，被认为最有利于提高雏鸟的繁殖效率；③延迟孵出模式，孵出间隔比自然状态下增加一倍，雏鸟等级差别增大，死亡率最高。

厦门白鹭的繁殖模式属于第 2 种。亲鸟可能通过非连续（产卵期）－连续（产卵结束）的孵化方式，调节卵的孵化时间，进而控制雏鸟孵出间隔，即选择适合的异步化程度，使雏鸟在生长阶段形成适当的等级差别，适应食物资源的限制，避免同步孵出或延迟孵出模式下雏鸟生长的不利状况，进而获得最大的繁殖收益，具有进化适应意义。

参考文献：

Blaker D. 1969. Behavior of the Cattle Egret *Ardeola ibis* [J]. *Ostrich*, **40** (3): 75－129.

Bryant DM. 1978. Establishment of weight hierarchies in the broods of house martins *Delichon urbica* [J]. *Ibis*, **120**: 16－26.

Clark AB, Wilson DS. 1981. Avian breeding adaptations: Hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure [J]. *The Quarterly Review of Biology*, **56**: 253－277.

Clark AB, Wilson DS. 1985. The onset of incubation in birds [J]. *American Naturalist*, **125**: 603－611.

Fujioka M. 1985a. Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the cattle egret [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **17**: 67－74.

Fujioka M. 1985b. Feeding behavior, sibling competition, and siblicide in asynchronously hatching broods of the cattle egret *Bubulcus ibis* [J]. *Animal Behaviour*, **33**: 1228－1242.

Gibb JA. 1950. The breeding biology of the great and blue titmice [J]. *Ibis*, **92**: 507－539.

Haftorn S. 1981. Incubation during the egg-laying period in relation to clutch-size and other aspects of reproduction the great tit *Parus major* [J]. *Ornis Scandinavica*, **12**: 169－185.

Howe HF. 1978. Initial investment, clutch size, and brood reduction in the Common Grackle (*Quiscalus quiscula* L.) [J]. *Ecology*, **59**: 1109－1122.

Hussell DJT. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines [J]. *Ecological Monographs*, **42**: 317－364.

Kendeigh SC. 1952. Parental care and its evolution in birds [J]. *Ill. Biol. Monogr.*, **22**: 1－356.

Lack D, Lack E. 1951. The breeding biology of the Swift *Apus apus* [J]. *Ibis*, **93** (4): 501－546.

Maxwell GR, Kale HW. 1977. Breeding biology of five species of herons in coastal Florida [J]. *Auk*, **94**: 689－700.

Mead PS, Morton ML. 1985. Hatching asynchrony in the mountain white crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys oriantha* L) a selected or incidental trait [J]. *Auk*, **102**: 781－792.

Mock DW, Parker GA. 1986. Advantages and disadvantages of egret and heron brood reduction [J]. *Evolution*, **40**: 459－470.

Mock DW, Ploger BJ. 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in cattle egrets: An experimental study [J]. *Animal Behaviour*, **35**: 150－160.

O'Connor RJ. 1978. Brood reduction in birds: Selection for fratricide, infanticide, and suicide [J]. *Animal Behaviour*, **26**: 79－96.

Stenning MJ. 1996. Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproducing hypotheses [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **11** (6): 243－246.

Wen ZZ, Xia M. 1996. The breeding ecology of the Chinese egret [J]. *Journal of Xinyang Teachers College (Natural Science)*, **9** (3): 279－286. [文祯中，夏　敏. 1996. 黄嘴白鹭的繁殖生态学研究. 信阳师范学院学报（自然科学版），**9** (3): 279－286.]

Zach R. 1982. Hatching asynchrony, egg size, growth, and fledging in tree swallows [J]. *Auk*, **99**: 695－700.

Zhang LS, Liu ZM, Zhang F. 1994. Breeding ecology and biology of four species of egrets and herons [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **14** (1): 80－83. [张龙胜，刘作模，张　峰. 1994. 四种鹭类繁殖生态生物学研究. 生态学报，**14** (1): 80－83.]

Zhou LZ, Song YJ, Ma Y. 1998. Breeding biology of three herons in Zipeng Mountains [J]. *Chinese Journal of Zoology*, **33** (4): 34－38. [周立志，宋榆钧，马　勇. 1998. 紫蓬山区三种鹭繁殖生物学研究. 动物学杂志，**33** (4): 34－38.]